DOI:10.11931/guihaia.gxzw202311050

青藏苔草叶片解剖结构对生境干旱化的响应

蔡惠文[1]，王洪斌[2]，张大才[1*]

（1. 国家林业和草原局西南地区生物多样性保育重点实验室，西南林业大学 林学院，昆明 650224；2. 广西壮族自治区国有维都林场，广西 来宾 546100）

摘 要：叶片是暴露在外界环境条件下最大且可塑性较敏感的营养器官。为探讨生境干旱化对湿地植物叶片解剖结构的影响，该文以青藏苔草（*Carex moorcroftii*）叶片为研究对象，沿生境干旱化梯度设置样地，分析青藏苔草叶片解剖结构对生境干旱化的响应。结果表明：（1）叶尖和叶基部位远轴面的表皮细胞、泡状细胞和气腔面积，叶基部位的叶片厚度和机械组织厚度均与土壤体积含水率显著正相关（R^2 = 0.06~0.34, *P*<0.01）；叶尖、叶中和叶基部位近轴面角质层厚度、细胞面积、维管束数量，叶中部位维管束直径均与土壤体积含水率显著负相关（R^2 = 0.08~0.53, *P*<0.01）。（2）青藏苔草叶片解剖结构具有较大的可塑性（0.53~0.94）和变异性（18%~63%），泡状细胞、气腔、近轴面表皮细胞的可塑性和变异性最大，叶基解剖结构可塑性指数与变异系数显著高于叶尖和叶中部位（*P*<0.05）。当生境干旱化时，青藏苔草叶片近轴面角质层加厚、表皮细胞面积增大、气腔面积减小、分化出泡状细胞等特征适应干旱生境，主要采取保护型和节约型策略适应干旱生境。该研究结果有助于揭示青藏苔草叶片解剖结构应对干旱生境的响应策略，为高寒草甸的保护和植被恢复提供理论参考。

关键词：青藏苔草，叶片，解剖结构，土壤体积含水率，干旱生境

中图分类号：Q945　　　**文献标识码**：A

Response of *Carex moorcroftii* leaf anatomy to habitat aridification

CAI Huiwen[1], WANG Hongbing[2], ZHANG Dacai[1*]

(1. *Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China, National Forestry and Grassland Administration*, *Forestry College*, *Southwest Forestry University*, Kunming 650224 , China ; 2. *Guangxi State-owned Weidu Forest Farm*, Laibin 546100, Guangxi, China)

Abstract: Leaves are the largest and more sensitive vegetative organs exposed to external environmental conditions. In this paper, we aim to investigate the effects of arid habitat on the leaf anatomical structure of wetland plants, *Carex moorcroftii* leaf plots were set up along the gradient of arid habitat, and the response of leaf anatomical structure to arid habitat was investigated. The results were as follows: (1) The epidermal cells, vesicular cells and air cavity area on the distal surface of leaf tip and leaf bottom, leaf thickness and mechanical tissue thickness at leaf bottom were significantly positively correlated with soil volumetric moisture content (R^2=0.06−0.34, *P*<0.01); The thickness of the cuticle, cell area, number of vascular bundles, and diameter of vascular bundles on the proximal axial surface of leaf apical, mesophyll, and basal regions were significantly negatively correlated with soil volumetric moisture content (R^2=0.08−0.53, *P*<0.01).

基金项目：国家自然科学基金（31960340）。

第一作者：蔡惠文（1995-），硕士研究生，研究方向为植物多样性保护与利用，（E-mail）1822612756@qq.com。

[*]通信作者：张大才，博士，教授，研究方向为植物区系地理学与生物多样性保护，（E-mail）dczhang24@163.com。

(2) The anatomical structure of leaf blade of *C. moorcroftii* had great plasticity (0.53−0.94) and variability (18%−63%), and vesicular cells, air cavities, and epidermal cells of the proximal axial surface had the greatest plasticity and variability, and the plasticity index and the coefficient of variation of the anatomical structure of the leaf bottom were significantly higher than that of the leaf tip and the middle part of the leaf ($P<0.05$). The plasticity of cuticle thickness and epidermal cell area on the proximal axial surface was significantly greater than that on the distal axial surface ($P<0.05$). When the habitat was aridified, *C. moorcroftii* leaves adapt to the arid habitat by thickening the cuticle on the proximal axial surface, increasing the epidermal cell area, decreasing the area of air cavities, and differentiating vesicular cells, and mainly adopted protective and frugal strategies to adapt to the arid habitat. The results of this study are helpful to reveal the response strategies of *C. moorcroftii* leaf anatomical structure to arid habitat, and provide theoretical reference for the protection and vegetation restoration of alpine meadow.
Key words: *Carex moorcroftii*, leaves, anatomical structure, soil volumetric moisture content, arid habitat

叶片是植物暴露在外界条件面积最大的营养器官，最先感知外界环境的变化（Lienin & Kleyer, 2012; 萨其拉等，2023），因此植物本身对环境的适应性主要反映到叶片上（贾贤德等，2023）。叶片的解剖结构对生境条件的反应最为敏锐（李嘉诚等，2019），在各种选择压力下形成了不同应对逆境的适应类型，如保护型、强壮型等适应策略（王勋陵和马骥，1999）。

干旱是影响植物生长、发育、分布的关键限制因子之一，干旱胁迫下，植物可通过改变叶片结构来适应环境变化（闫彩霞等，2023）。所以，叶片解剖结构特征在一定程度上可以反映植物的抗旱能力，最能体现植物对干旱胁迫的适应能力（李嘉诚等，2019），在长期进化过程中逐渐形成了多种适应干旱环境的机制（Osakabe et al.，2014）。4 种蒿属（*Artemisia*）植物采取保护型策略适应干旱生境，通过加厚叶片和角质层厚度，降低蒸腾作用，减少水分的散失，保持体内水分（朱广龙和魏学智，2016; 王勇等，2014）。在干旱胁迫下，3 种嵩草属（*Kobresia*）植物具有发达的机械组织（杨超和梁宗锁，2008），而大花嵩草（*K. macrantha*）则分化出泡状细胞（孙晓红等，2019），这是典型的强壮型适应策略。发达的机械组织结构可以高效地增大叶片的机械强度和水分输送能力，以减少叶片在萎蔫时造成的物理损伤，保证植物体在干旱环境下正常生长（杨超和梁宗锁，2008）。泡状细胞在吸水与失水过程调节叶片卷曲程度，可以忍受较长时间的干旱（王晖等，2007）。

可塑性指数是反映植物本身对外界环境适应能力强弱的指标（王晖等，2007），叶片解剖结构可塑性指数能够真实反映植物对环境的适应能力（郭文文等，2020）。通过分析植物解剖结构对不同水分条件响应的可塑性，可以解释植物在不同生境中采取的生态适应对策（孙嘉伟等，2021）。薄毛海绵杜鹃（*Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum*）叶片采取保护型和忍耐型策略适应寒、旱环境（郭文文等，2022）。花苜蓿（*Medicago ruthenica*）不同居群植物叶片生态适应策略不同（胡营等，2011）。海刀豆（*Canavalia rosea*）幼苗不同营养器官在水、盐胁迫下生态适应策略不同（金赟，2022）。因此，不同植物，同种植物的不同居群，同一植株不同营养器官叶片解剖结构对极端环境的生态适应策略都存在差异。那么，同一植株相同营养器官的不同部位对极端生境所采取的生态适应策略是否也存在差异？目前关于同一植株相同营养器官不同部位的研究相对薄弱，仅集中在禾本科植物叶片解剖结构和光合色素差异比较等方面，如 3 种嵩草属植物叶片不同部位解剖结构存在差异，表现出旱生植物的典型结构（孙晓红等，2019）。玉米（*Zea mays*）叶片不同部位维管束鞘和叶绿体细胞存在差异，叶绿素含量也同样存在差异（刘畅等，2012）。高粱叶片中部和顶部总叶绿素含量较基部高且具有较高的光合能力（张一中等，2017）。同一植株相同营养器官的不同部位对干旱生境适应策略的研究尚未见报道。

青藏苔草（*Carex moorcroftii*）为莎草科苔草属多年生湿中生克隆植物，具有抗逆性强，耐寒，繁殖能力强等特点，是沼泽湿地和高寒草甸非地带性植被的优势物种之一，具有保持水土、维持生态平衡等重要作用（Li et al., 2011）。在全球气候变化下，新龙县古冰帽沼泽地水位下降，高寒草甸生境干旱化加剧（王洪斌等，2021），青藏苔草分布区生境差异大，其叶片解剖结构会采取什么样的对策适应干旱生境？本文以青藏苔草为研究对象，沿生境干旱化梯度设置样地，拟探讨以下问题：（1）青藏苔草叶片哪些解剖结构特征对生境干旱化的响应较敏感；（2）叶片不同部位解剖结构特征沿生境干旱化的变化趋势是否一致；（3）不同解剖结构特征可塑性的差异及不同部位间可塑性是否一致。本研究旨在揭示青藏苔草叶片解剖构造对干旱生境的响应策略，为高寒草甸及湿地生态系统的保护与植被恢复提供理论依据。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于川西高原新龙县古冰帽沼泽湿地，为青藏高原东南边缘。地理坐标为 99°49'48" E、31°24'25" N，海拔 4 300~4 450 m。该区域属于高原亚湿润气候，冬长夏短。年平均气温 7.4 ℃，1 月平均气温-3.5 ℃，7 月平均气温 15.1 ℃，年降水量 603.5 mm。植被类型以高寒草甸为优势植被，以苔草属（*Carex*）植物为主，其中以大花嵩草（*Carex nudicarpa*）、青藏苔草（*C. moorcrofi*）、黑褐穗苔草（*C. atrofusca*）等为优势种，以高山早熟禾（*Poa alpina*）、极地早熟禾（*P. arctica*）等为次优势种。

1.2 样地设置

选择受干扰程度低、青藏苔草盖度高的大面积沼泽地和高寒草甸为研究地，按土壤水分梯度设置 5 个样地（表 1），样地均位于同一平缓坡面，相互间距短，温度、光照等环境因子差异甚微。在每一样地设置 3 个 5 m × 5 m 样方。在旱季（10 月）使用 TSC-IW 型土壤水分速测仪测定土壤体积含水率，在每个样方内随机取 10 个点进行测量，取其平均值作为该样方的土壤体积含水率。

表 1 样地信息

Table 1 Information of sample plot

样地编号 No. sample plot	土壤体积含水率 Soil volumetric moisture content (%)	种群个体空间分布格局 Spatial distribution pattern of population individuals	青藏苔草盖度 Coverage of *Carex moorcroftii* (%)	地形及生境类型 Terrain and habitat types	群落优势种 Dominant species in the community
No.1	100.00	均匀分布 Uniformed	95	平地，沼泽化草甸 Plain, swamp meadow	青藏苔草 *Carex moorcroftii*
No.2	80.07	集群分布 Clustered	60	平地，沼泽化草甸 Plain, swamp meadow	青藏苔草-贴苞灯心草 *Carex moorcroftii-Juncus triglumis*
No.3	68.39	随机分布 Random	25	缓坡，高寒草甸 Gentle slope, alpine meadow	贴苞灯心草-矮地榆 *Juncus triglumis-Sanguisorba filiformis*

No.4	51.04	随机分布 Random	15	缓坡，高寒草甸 Gentle slope, alpine meadow	大花嵩草-川西小黄菊 *Carex nudicarpa* *-Pyrethrum tatsienense*
No.5	28.78	随机分布 Random	5	陡坡，高寒草甸 Steep slope, alpine meadow	圆穗蓼-大萼蓝钟花 *Polygonum macrophyllum-Cyananthus macrocalyx*

1.3 材料采集

在每个样方内选择 10 株植株，每个样地共 30 株，各采集完整叶片 1 片，置于 FAA 固定液中（70%乙醇∶冰乙酸∶甲醛 ＝90∶5∶5）中固定，以保证形态结构完整。

1.4 制片方法

用镊子从固定液中取出材料，按叶尖、叶中、叶基 3 个部位切取实验材料。叶尖材料为距叶顶端 2 cm 位置，叶基材料为距叶鞘口 2 cm 位置，叶中材料为叶片中间位置，剪取含主脉、大小约 1 cm ×1 cm 的片段，每个部位 2 个重复。一共 5 个样地，每样地 30 株植株，每叶片 3 个部位 2 个重复，共计 900 个切片材料。采用常规石蜡切片法，具体步骤为洗涤、脱水透明、浸蜡、包埋与修蜡、切片、染色、粘片及展片、封片。

1.5 观测指标

石蜡切片制作完成后按顺序编号，在 LEICA DM 500 光学显微镜下镜检、观测，利用 LAS V4.4 软件进行图像采集。使用 Image J 软件测量以下 9 个指标：近轴面角质层厚度（paraxial cuticle thickness, PCT）、远轴面角质层厚度（axial cuticle thickness, ACT）、近轴面表皮细胞面积（paraxial epidermal cell area, PECA）、远轴面表皮细胞面积（abaxial epidermis cell area, AECA）、泡状细胞面积（bulliform cell area, BCA）、气腔面积（air cavities area, ACA）、维管束密度（vascular bundle density, VBD）、维管束直径（vascular bundle diameter, VBD-1）、机械组织厚度（mechanical tissue thickness, MTT）。其中，角质层厚度在每个视野随机测定 10 个数值，以平均值表示；在每个视野选取 10 个连续的表皮细胞测量其面积，以平均值表示表皮细胞面积大小；用维管束的水平和垂直直径的平均值表示维管束直径（张文霞等，2018）。每片叶片每项指标分别测量 30 组数据。

1.6 数据分析

使用 Excel 软件记录数据并整理，使用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA)，比较不同土壤水分条件下叶片解剖结构的差异。采用线性回归分析植物叶片解剖特征对土壤水分条件的响应。使用变异系数和可塑性指数评价青藏苔草叶片解剖结构指标对生境的适应能力。变异系数(coefficient of variation, *CV*)反映了物种潜在适应能力，当变异系数>50%时属于强变异，20%~50%之间为中度变异，变异系数<20%时为弱变异（Liu et al., 2018）。可塑性指数(plasticity index, *PI*)反映了物种克服环境异质性的能力(Valladares et al, 2000)，当可塑性指数>0.6 时为敏感，0.2~0.6 之间为较敏感，可塑性指数<0.2 为堕性(Valladares et al.，2006)。叶片不同部位变异系数计算方法：根据公式①求出每个部位解剖结构的变异系数，把同一部位所有指标的变异系数进行求和，得到同一部位所有指标变异系数的和再除以 9（9 个指标）得到不同部位的变异系数。变异系数沿水分梯度变化的计算方法：根据公式②计算出每个水分梯度下同一部位的解剖结构指标变异系数，将 3 个部位不同水分梯度下的变异系数进行求和后除以 3（3 个部位）得到不同水分梯度变异系数均值。不同部位可塑性指数计算方法同变异系数，参考公式③。可塑性指数沿水分梯度的计算方法同变异系数，参考公式④。使用 Origin 2018 软件进行绘图。变异系数和可塑性指数计算公式如下：

$$\text{变异系数}\left[CV(\%)\right] = (\text{同一部位所有水分梯度下某一指标标准差} / \text{算术平均数}) \times 100 \quad ①$$

变异系数［CV（%）］＝（同一部位同一水分梯度下某一指标标准差 / 算术平均数）× 100 ②

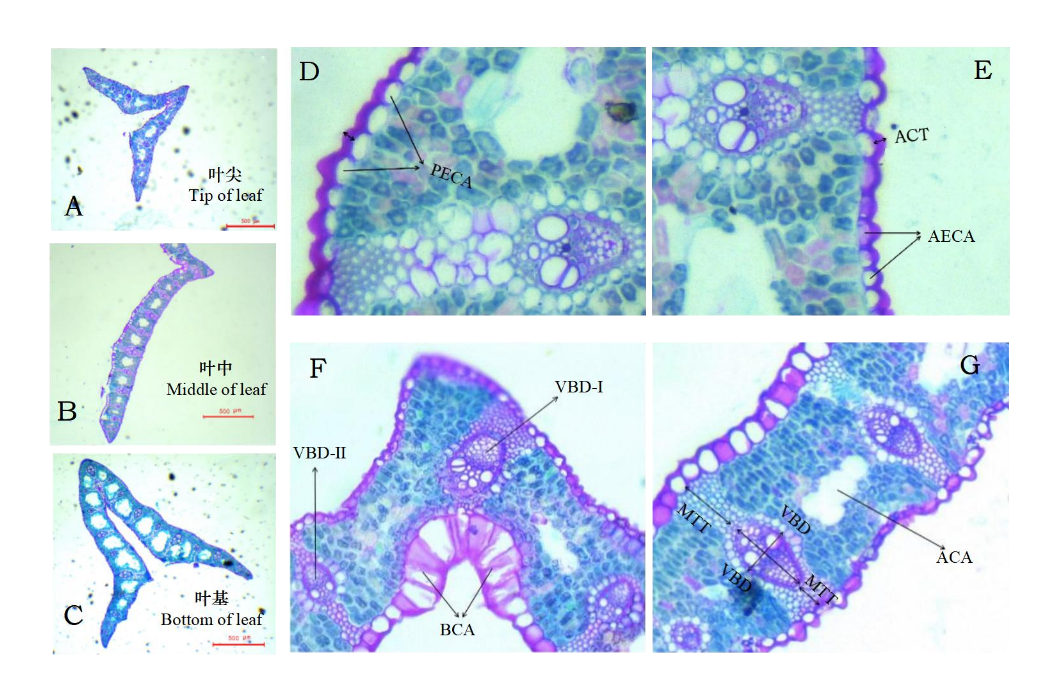
可塑性指数（PI）＝（同一部位所有水分梯度下某一指标标最大值 − 最小值）/ 最大值 ③

可塑性指数（PI）＝（同一部位同一水分梯度下某一指标标最大值 − 最小值）/ 最大值 ④

2 结果与分析

2.1 叶片横切面解剖结构特征

青藏苔草叶尖、叶中、叶基横切面均呈现“V”字形（图 1：A-C）。近、远轴面表皮细胞均由 1 层排列紧密的细胞组成。近轴面表皮细胞扁平，呈规则椭圆形；远轴面表皮细胞近似圆形，排列紧密（图 1：D，E）。表皮细胞具有角质层（图 1：D，E）；近轴面表皮有泡状细胞的分化（图 1：F），但分化程度低，细胞数量多，与一般禾本科植物叶泡状细胞呈扇形的排列方式不同。大、小维管束相间排列，维管束鞘由两层细胞构成，内层为厚壁组织细胞，外层为薄壁组织细胞（图 1：F）。气腔基本分布于叶肉中央，形状不规则（图 1：G）。



VBD-I. 维管束（大）；**VBD-II**. 维管束（小）。

VBD-I. Vascular bundle(large); **VBD-II**. Vascular bundle(small).

图 1 青藏苔草叶片解剖结构

Fig. 1 Anatomical structure of *Carex moorcroftii* leaf

2.2 叶片解剖结构沿土壤水分梯度的变化

近、远轴面角质层厚度和表皮细胞面积差异明显。近轴面角质层厚度和表皮细胞面积与土壤体积含水率显著负相关（R^2=0.18~0.53，P<0.01，图 2：A，C）；远轴面角质层厚度与

土壤体积含水率之间相关性不显著（$P>0.05$，图 2：B）；叶尖与叶基部位远轴面表皮细胞面积与土壤体积含水率显著正相关（$R^2=0.11\sim0.15$，$P<0.01$，图 2：D）；泡状细胞面积与土壤体积含水率显著正相关（$R^2=0.16\sim0.71$，$P<0.01$，图 2：E）；叶尖和叶基部位气腔面积与土壤体积含水率呈显著正相关（$R^2=0.09\sim0.14$，$P<0.01$），而叶中部位与土壤体积含水率之间相关性不显著（$P>0.05$，图 2：F）；维管束密度与土壤体积含水率显著负相关（$R^2=0.07\sim1.00$，$P<0.01$，图 2：G）；叶中部位的维管束直径与土壤体积含水率显著负相关（$R^2=0.08$，$P<0.05$），而叶尖和叶基部位与土壤体积含水率之间相关性不显著（$P>0.05$，图 2：H）；叶尖和叶中部位的机械组织厚度与土壤体积含水率呈显著负相关（$R^2=0.14\sim0.42$，$P<0.01$），而叶基部位显著正相关（$R^2=0.06$，$P<0.01$，图 2：J）。

近、远轴面角质层厚度和近轴面表皮细胞面积、机械组织厚度、维管束直径、气腔面积、泡状细胞面积均在叶基部位最大，维管束密度和远轴面表皮细胞面积呈现叶尖部位最大（表 2）。泡状细胞面积和气腔面积呈现叶基部位较叶尖和叶中两个部位变化趋势明显，叶尖和叶中部位无明显变化规律；远轴面角质层厚度和表皮细胞面积、维管束直径呈现叶基无明显变化规律，叶中和叶尖部位也同样无明显变化规律（图 2）。

表 2 青藏苔草叶片不同部位解剖结构特征比较（均值±标准差）

Table 2 Comparison of anatomical and structural characteristics of different parts of *Carex morocroftii* leaves (Mean±SD)

指标 Index	叶片部位 Leaf part			
	叶尖 Tip of leaf	叶中 Middle of leaf	叶基 Bottom of leaf	平均值 Average
PCT (μm)	3.71±1.09B	3.51±0.78B	4.30±1.08A	3.84
ACT (μm)	3.09±0.74B	2.83±0.48C	3.25±0.60A	3.06
MTT (μm)	68.24±23.30C	91.33±21.60B	159.75±79.74A	106.44
VBD (个/mm^2)	17.43±6.42A	16.22±2.27C	16.85±2.76B	16.83
VBD-1（μm）	54.35±8.22C	64.22±11.18B	81.77±15.87A	66.78
ACA ($μm^2$)	172 836.06±6 820.19B	117 941.95±5347.24C	373 493.67±250 662.66A	221 423.89
BCA ($μm^2$)	6 044.28±2 805.40B	7 918.86±4 005.03B	14 636.49±13 424.14A	9 533.21
PECA ($μm^2$)	199.15±109.13C	263.34±177.40B	321.29±201.83A	261.26
AECA ($μm^2$)	320.48±15.34A	111.07±31.15B	121.29±39.69B	184.28

注：不同大写字母表示不同叶片部位差异显著（$P<0.05$）。

Note: Different capital letters indicate significant differences between different parts of leaf ($P<0.05$).

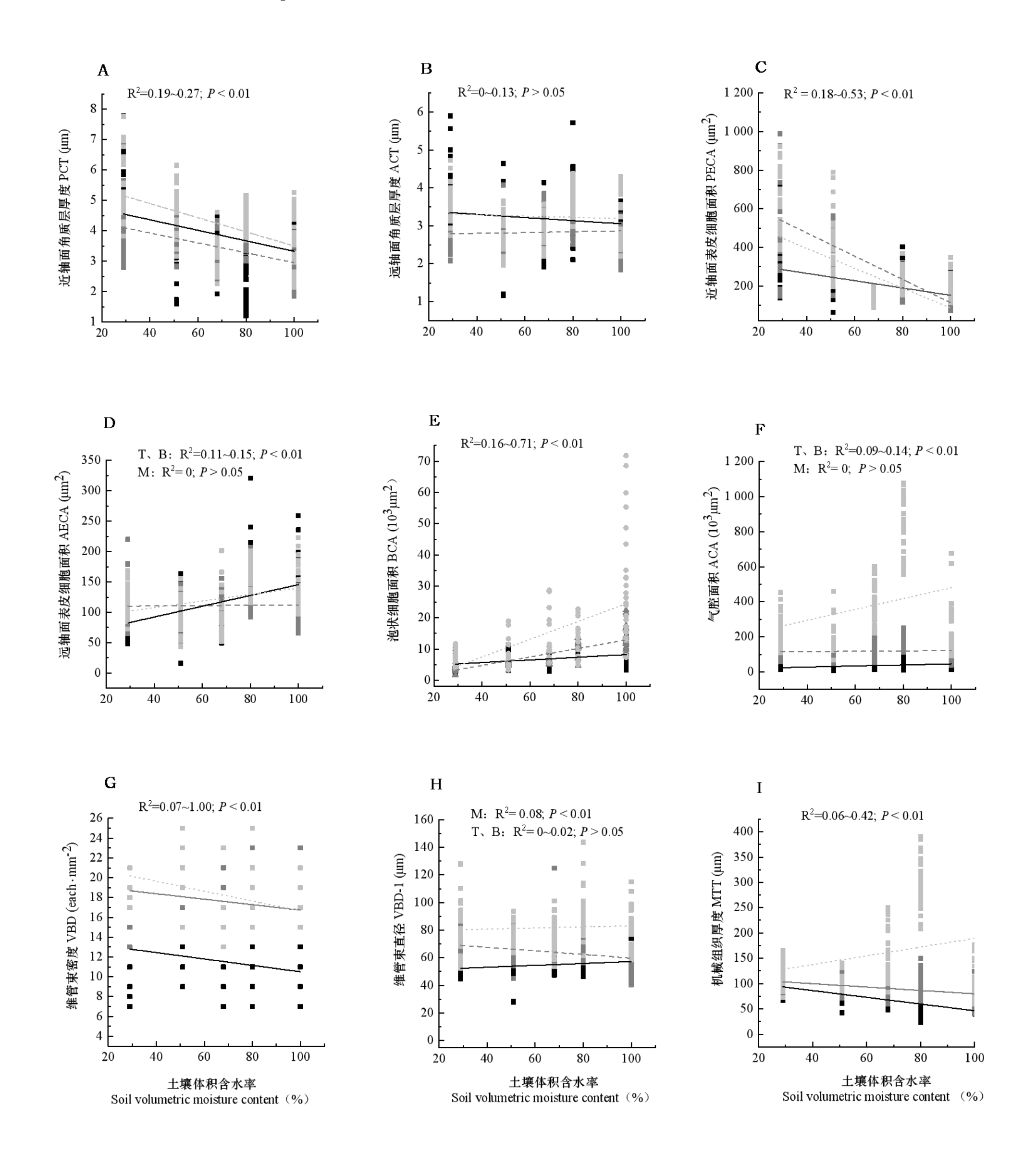


图 2 解剖结构特征沿水分梯度的变化图

Fig. 2 Variation of anatomical structural features with moisture gradient

2.3 叶片解剖结构特征可塑性指数和变异系数

叶片解剖结构可塑性指数和变异系数存在差异（图 3）。可塑性指数为 0.53~0.94，泡状细胞面积可塑性指数最大，为 0.94，维管束密度可塑性指数最小，为 0.53；除维管束密度（0.53）可塑性较敏感外，其余指标均为可塑性敏感。叶片不同部位可塑性大小顺序为，叶基（0.85）>叶尖（0.76）>叶中（0.74），不同部位间可塑性均表现为敏感。

解剖结构变异系数为 18%~63%（图 3）。泡状细胞（63%）、气腔面积（59%）与近轴面表皮细胞面积（56%）为强变异，机械组织厚度（36%）、维管束直径（35%）、远轴面表皮细胞面积（33%）、近轴面角质层厚度（26%）为中度变异，远轴面角质层厚度（20%）、维管束个数（18%）为弱变异；不同部位变异系数顺序为，叶基（42%）> 叶中（37%）> 叶尖（35%），不同部位间变异系数均表现为中度变异。

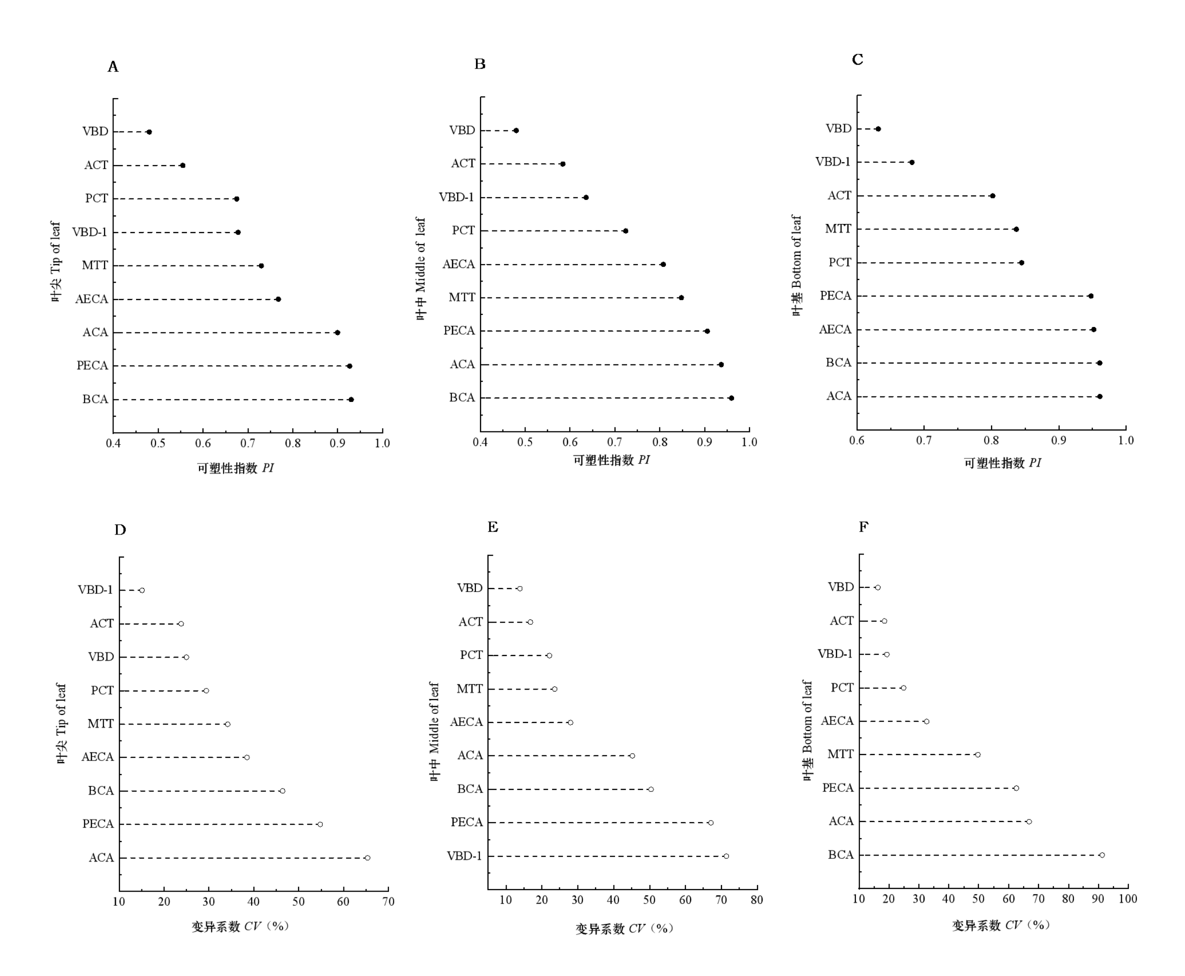


图 3 青藏苔草叶解剖结构的可塑性指数与变异系数

Fig. 3 Plasticity index and coefficient variation of anatomical structure of *Carex moorcroftii* leaves

青藏苔草叶片解剖结构可塑性指数沿土壤水分梯度的变化表现为较敏感。在土壤体积含水率为 100%~29%时，气腔面积、泡状细胞面积、近轴面表皮细胞面积、远轴面表皮细胞面积均表现为敏感（0.62~0.89），其余指标均表现为较敏感（0.30~0.55）；变异系数沿土壤水分梯度的变化整体呈现中度变异和弱变异。在土壤体积含水率为 100%时，气腔面积表现为强变异（53%），近轴面角质层厚度、泡状细胞面积、近轴面表皮细胞面积、远轴面表皮细胞面积均表现为中度变异（22%~33%），其余指标均为弱变异（16%~18%）；在土壤体积含水率为 80%时，维管束直径、气腔面积、泡状细胞面积、近轴面表皮细胞面积、远轴面表皮细胞面积均表现为中度变异（20%~43%），其余指标均为弱变异（10%~19%）；在土壤体积含水率为 68%~29%时，气腔面积、泡状细胞面积、近轴面表皮细胞面积、远轴面表皮细胞面积均表现为中度变异（21%~49%），其余指标均表现为弱变异（11%~17%）（表 3）。

可塑性沿土壤水分梯度的变化总体上以泡状细胞面积和气腔面积可塑性指数和变异系数最大且同一生境中不同解剖结构可塑性和变异性差异大，但可塑性和变异性与不同土壤体

积含水率之间的相关性不显著（*P* >0.05）。

表 3 可塑性指数和变异系数沿土壤水分梯度的变化

Table 3 Plasticity and variability indices along soil moisture gradient

指标 Index	土壤体积含水率 Soil volumetric moisture content (%)									
	100		80		68		51		29	
	PI	*CV* (%)	*PI*	*CV* (%)	*PI*	*CV* (%)	*PI*	*CV* (%)	*PI*	*CV*（%）
PCT	0.50A	22A	0.30A	10B	0.30A	11B	0.30A	11B	0.40A	17AB
ACT	0.55A	18A	0.40A	10AB	0.43A	9B	0.46A	11AB	0.47A	13AB
MTT	0.49A	14A	0.54A	19A	0.49A	17A	0.44A	14A	0.45A	14A
VBD-1	0.52A	16A	0.47A	20A	0.46A	13A	0.39A	15A	0.47A	15A
VBD	0.42A	16A	0.48A	19A	0.49A	16A	0.43A	15A	0.40A	13A
ACA	0.89A	53A	0.65A	36A	0.76A	32A	0.84A	49A	0.79A	41A
BCA	0.75A	33A	0.73A	43A	0.72A	36A	0.80A	30A	0.77A	44A
PECA	0.71A	26AB	0.66A	30AB	0.66A	21B	0.79A	40A	0.73A	38A
AECA	0.67A	24A	0.62A	28A	0.68A	24A	0.71A	31A	0.68A	27A
平均值 Average	0.62	24.67	0.54	23.89	0.56	19.89	0.58	24.0	0.58	24.67
排序 Rank	1	1	4	3	3	4	2	2	2	1

注：不同大写字母表示不同土壤水分梯度下差异显著（*P*< 0.05）

Note: Different capital letters indicate significant differences at different soil moisture gradients (*P*<0.05)

2.4 叶片解剖结构特征之间相关性分析

青藏苔草叶片解剖结构彼此之间存在一定的关联性，各解剖结构指标之间除维管束密度与远轴面角质层厚度、远轴面细胞面积，气腔面积与近轴面细胞面积，泡状细胞面积与远轴面细胞面积之间差异不显著，其余各指标之间均呈现极显著正相关关系（*P*<0.01；表 4）。

表 4 解剖结构指标之间相关性

Table4 correlation between anatomical structure indexes

指标 Index	PCT	ACT	MTT	VBD-1	VBD	ACA	BCA	PECA	AECA
PCT	1								
ACT	0.558**	1							
MTT	0.295**	0.275**	1						
VBD-1	0.318**	0.322**	0.602**	1					
VBD	0.244*	0.046	0.373**	0.398**	1				
ACA	0.211**	0.266**	0.873 **	0.663**	0.377**	1			
BCA	0.396**	0.140**	0.194**	0.350**	0.240**	0.205**	1		
PECA	0.563**	0.172**	0.215 **	0.297**	0.366**	0.136	0.574**	1	
AECA	0.207**	0.384 **	0.187 **	0.264**	0.019	0.296 **	0.009	0.185**	1

注：*表示在 *P*<0.05 水平上显著性差异，**表示在 *P*<0.01 水平上显著性差异。

Note: * indicates significant differences at *P*<0.05 level, ** indicates significant differences at *P*<0.01 level.

3 讨论

3.1 叶片解剖结构对不同土壤水分的响应

近、远轴面表皮细胞对土壤水分条件的响应不同，近轴面表皮细胞更大、角质层更厚且对土壤水分条件变化更敏感。叶片角质层越厚，则抗旱性越强，角质层加厚可以控制水分的蒸腾，防止干旱环境下水分过度散失，保持体内水分，维持叶的正常生理活动（张晓庆，2006）。干旱条件下，叶片表皮细胞面积增大，被认为是细胞储水量增加的结果（薛静等，2010），这一现象在绢毛委陵菜（*Potentilla sericea* ）叶片中也观察到，即在干旱胁迫下绢毛委陵菜叶片表皮细胞面积也增大（吴建慧等，2012）。较大的表皮细胞能贮藏更多的水分，有利于植物在干旱环境下生存（刘红茹等，2012）。近轴面表皮细胞比远轴面表皮细胞接收的光照更多，近轴面表皮细胞消耗水分更多、消耗速度更快，从而提高近轴面表皮细胞的抗旱能力，符合植物对干旱生境做出的适应性。远轴面表皮位于叶片下方，受环境因子影响较小，因此，近轴面表皮更易受环境因子的影响（马红英等，2020）。

叶表皮细胞分化出泡状细胞是适应生境干旱化的重要特征。在生境干旱化过程中泡状细胞面积减小，以克服水分不足的逆境。泡状细胞控制叶片的内卷和折叠（赵尚文等，2019），泡状细胞面积越小，叶片的卷曲程度越大。在干旱缺水时，青藏苔草为防止植物体内水分的散失，通过减小泡状细胞面积来增加叶片的收缩程度（ 赵铅等，2019），以便叶片在缺水情况下迅速卷起，减少水分的蒸腾面积，这是青藏苔草应对干旱胁迫的策略之一（余静，2014；张文霞等，2018）。综上，青藏苔草叶片表皮主要集中在减少水分蒸发，增强保水性能（赵铅等，2019），从而提高其抗旱能力，采取典型的保护型和节约型策略适应干旱生境。

叶基部位的气腔对土壤水分条件的响应较敏感，干旱生境下气腔面积减小。气腔越发达，表明植物所处的环境越湿润（谢伟东等，2013），旱作水稻气腔面积明显低于水作水稻（张佳宇，2008）。气腔主要作用是保证植株在水中的部分能够有充足氧气（Ma et al.，2012），青藏苔草为典型的湿地植物，叶片基部靠近根部，直接接触土壤水分，因此叶片基部的气腔在湿润生境下选择增加面积，在干旱生境下选择减小面积，符合叶片基部气腔在干旱生境中的变化规律。

维管组织和机械组织之间相互影响共同应对干旱生境，维管组织和机械组织越发达植物的抗旱性就越强（沈伟等，2021），同时机械组织厚度和维管束直径存在显著相关性（刘汉成等，2018），说明叶片基部的机械组织与维管组织之间存在一定权衡关系，这种结构之间的权衡有利于降低水分之间的消耗。维管束密度和直径共同决定了其运输能力，当维管束密度和直径增加时能够更高效地运输水分和养分，减少水分蒸腾，以减少植物体内水分的散失(Zhang et al., 2016)。因此较高的维管束密度和直径可以提高植物的抗旱能力（李雪等，2023）。本研究中随着生境逐渐干旱化维管束密度也逐渐增加，维管束密度增加但维管束直径没有明显变化规律，推测维管束密度和维管束直径之间也可能存在一定权衡关系。维管组织和机械组织通过提高输水和保水性能适应干旱生境。叶脉朝着提高水分和养分运输的功能性上改变，主要采取强壮型策略适应干旱生境。

叶片不同部位结构特征总体上呈现出叶基部位差异较大，对土壤体积含水率的响应表现较敏感，表明叶基部位对干旱生境的适应力较强。可能是因为叶片基部最靠近根系且输导组织、通气组织、机械组织、保护组织均发育的较其他两个部位成熟，因此对水分的变化较为敏感，可塑性也最强。叶片不同部位解剖结构特征对干旱生境的适应策略相同，除机械组织厚度外叶尖、中部位与叶基部位对干旱生境的适应策略不同。不同部位的机械组织厚度呈现非对称响应，这种非对称性在植物个体中普遍存在，如植物的地上部分和地下部分的资源分配；同时，在不同器官和生态系统中也普遍存在，出现这种原因可能是叶片不同部位间的权衡关系发生了适应性调整（孙嘉伟等，2021），在有限的水分条件下优先供应叶尖和叶中部

位，叶基部位受到一定限制，采取这种策略可以缓解水分不足的逆境，充分利用有限的水分资源维持叶片的正常生理活动（温国胜等，2006）。

3.2 叶片解剖结构特征的可塑性比较分析

叶片各部位解剖结构具有较强的可塑性和变异性。叶片解剖结构可塑性敏感既是对极端干旱区多样生境的适应性响应（董芳宇等，2016），也是植物克服干旱生境而集中分布并成为优势种的适应策略（罗忠等，2022）。从不同部位来看叶基部位可塑性最敏感，同时变异性也最强；从解剖结构特征来看泡状细胞面积可塑性最敏感，同时变异性也最强。叶片不同部位中叶基部位适应能力最强，表明叶片基部调节能力强，能够直接感应生境变化而在不同的生境中易发生改变而适应环境（朱广龙和魏学智，2016）；解剖结构中泡状细胞适应环境的能力最强，说明叶片通过改变泡状细胞大小适应极端生境。泡状细胞在青藏苔草叶片中有着重要的作用和地位。青藏苔草叶片结构对水分梯度变化的可塑性既反映了其对异质生境适应特征，又反映出异质生境对青藏苔草的胁迫作用（王玉萍等，2021）。在不同水分梯度下，叶片解剖结构可塑性指数与变异系数变化一致，同一生境中不同解剖结构可塑性和变异性差异大，但可塑性和变异性与不同土壤体积含水率之间无明显差异，出现这种现象的原因可能是不同植物功能性状存在差异，通常在不同生境下叶片的可塑性和变异性值越大，可塑性越强（张琦，2023），但植物对不同水分梯度的适应性和可塑性受物种本身遗传因素和表型可塑性等多种因素影响，青藏苔草属于典型的克隆植物，同时营养器官间的形态可塑性表现为：根>茎>叶（王洪斌等，2021），表明青藏苔草自身通过调整形态和结构来减轻环境压力和增加对有限资源的获取，增强其对环境的适应能力，从而提高自身的适合度（张睿等，2022）。同时，一些特定结构如气腔面积，泡状细胞面积等结构在同一生境中表现出较大可塑性，但不会轻易随水分梯度的变化而变化，适应较大环境的变化时具有一定稳定性且与其他结构之间存在协同与权衡关系。

本研究中叶片性状表型可塑性指数排序与变异系数的排序结果基本一致。叶片各部位解剖结构的变异性与灵活性是其适应于多样化生境的一种策略（董芳宇等，2016）。叶片不同部位在协同变化的同时可塑性指数和变异系数有一定差异(Wright et al., 2004)，不同部位的结构特征之间也存在着一定差异，这种非对称性在生态系统中普遍存在（罗忠等，2022），出现这种差异的原因可能是青藏苔草采取一种优势互补机制来应对极端生境。如叶片解剖结构不同部位可塑性大小为叶基>叶尖>叶中，叶片解剖结构不同部位变异系数大小为：叶基>叶中>叶尖，叶尖部位对土壤水分的响应较敏感，同时变异程度较小，叶中和叶尖部位充分发挥自身优势，采取优势互补的合作机制应对干旱生境。表明叶片不同部位协同进化（赵广帅等，2020; 孙嘉伟等，2021），相互协作，通过发挥最优策略和最大效益来适应生境，反映了青藏苔草适应极端生境的能力较强。

本研究通过对解剖结构指标之间进行相关性分析表明，各解剖结构指标之间存在一定关联性，如气腔面积与机械组织厚度、维管束直径之间存在明显的协同进化（郭文文等，2022），可能是青藏苔草结构在进化上的一种适应策略（赵广帅等，2020）。

4 结论

青藏苔草作为一种原生生境为沼泽湿地的湿生植物，随着生境改变，不断演化出适应干旱生境的结构特征，不同部位之间尤以叶基部位变化明显，同时表现出较强可塑性。青藏苔草解剖结构适应干旱生境的主要机制体现在 3 个方面。（1）通过增加角质层厚度，增大表皮细胞面积控制水分蒸腾，达到保水的作用，减小气腔面积和维管束密度来降低水分损失，泡状细胞的形成更有助于储存水分。（2）内部结构协同进化，如气腔面积与机械组织厚度；机械组织与维管组织之间存在权衡关系；叶片不同部位间采取优势互补机制适应多种生境。

（3）除机械组织厚度采取的生态适应性对策不一致外，不同部位间结构特征采取的生态适应性对策基本一致，主要采取保护型、节约型和强壮型策略适应干旱生境。采取经济权衡机制与协同进化策略共同应对叶片水分供应与散失的平衡。

参考文献：

DONG FY, WANG WJ, CUI PJ, et al., 2016. Lasticity response of leaf anatomical characteristics of *Populus euphratica* in different soil conditions[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 36 (10): 2047-2057. [董芳宇，王文娟，崔盼杰，等，2016．胡杨叶片解剖特征及其可塑性对土壤条件响应[J]．西北植物学报，36 (10)：2047-2057．]

GUO WW, ZHUO MC, FANG JP, et al., 2020. Anatomical characteristics and environmental adaptability of *Rhododendron aganniphum* var. *Schizopeplum* leaf in Sejila mountain, Southeastern Tibet[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 40 (5): 811-818. [郭文文，卓么草，方江平，等，2020．藏东南色季拉山薄毛海绵杜鹃叶解剖结构特征与环境适应性[J]．西北植物学报，40 (5)：811-818．]

GUO WW, ZHUO MC, HE Z, et al., 2022. Anatomical characteristics and environmental adaptability of *Quercus aquifolioides* leaf in sejila mountain, Southeastern Tibet[J]. J SW For Univ (Nat Sci), 42 (2): 33-38. [郭文文，卓么草，何竹，等， 2022．藏东南色季拉山不同海拔川滇高山栎叶解剖结构及环境适应[J]．西南林业大学学报(自然科学)，42 (2): 33-38．]

HU Y, CHU HJ, LI JQ, 2011. Response of leaf anatomy characteristics and its plasticity to different soil-water conditions of *Medicago ruthenica* in four populations[J]. Plant Sci J, 29 (2): 218-225. [胡营，楚海家，李建强，2011．4 个花苜蓿居群叶片解剖结构特征及其可塑性对不同水分处理的响应[J]．植物科学学报，29(2)：218-225．]

ZHANG GH, QIAN Q, et al, 2012. Semi-rolled leaf1 encodes a putative glycosyl phosphatidylinositol-anchored protein and modulates rice leaf rolling by regulating the formation of bulliform cells[J]. Plant Physiol, 159 (4): 1488-1500.

JIA XD, LÜ HY, WU LM, et al., 2023. Response of leaf functional traits and anatomical structure to altitude in *Crataegus songarica* in Tian Shan wild fruit forest[J]. Plant Sci J:1-23 [2023-11-23]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1817.Q.20230927.1801.004. html. [贾贤德，吕海英，巫利梅，等，2023．天山野果林准噶尔山楂叶片功能性状及解剖结构对海拔的响应[J]．植物科学学报：1-23[2023-11-23]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/42.1817. Q. 20230927.1801.004.html.]

JIN Y, 2022. Effects of water and salt stress on the growth and Physi-biological characteristics of *Canavalia* maritima seedlings[D]. Nanning: Guangxi University: 52-61. [金贇，2022．水盐胁迫对海刀豆幼苗生长及生理特性的影响[D]．南宁：广西大学：52-61.]

LIU C, CUI ZH, ZHANG LJ, et al., 2012. Changes in kranz anatomy and chlorophyll contents in the different regions of leaf with C4 photosynthesis in Maize[J]. J Maize Sci, 20 (6): 60-62. [

刘畅，崔震海，张立军，等，2012．玉米 C4 光合叶不同部位“花环”结构及叶绿素含量的变化[J]．玉米科学，20(6)：60-62．]

LIU HR, FENG YZ ,WANG DX, et al., 2012, Drought resistance evaluation and leaf structures of ten species of broad-leaved ornamental plants in Yan’an urban area[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 32 (10): 2053-2060. [刘红茹，冯永忠，王得祥，等，2012．延安城区 10 种阔叶园林植物叶片结构及其抗旱性评价[J]．西北植物学报，32 (10)：2053-2060．]

LIU HC, TIAN XH, DU WH, 2018. Comparison on structural features of second internodes at base of main stem between triticale and rye[J]. Grassland Turf, 38 (3): 56-61. [刘汉成，田新会，杜文华，2018．小黑麦和黑麦主茎基部第 2 节间解剖结构特征比较[J]．草原与草坪，38 (3)：56-61．]

LI J, CHEN G, WANG X, et al., 2011. Glucose-6-phosphate dehydrogenase-dependent hydrogen peroxide production is involved in the regulation of plasma membrane H+-ATPase and Na+/H+ antiporter protein in salt-stressed callus from *Carex moorcroftii*[J]. Physiol Plant, 141 (3): 239-250.

LI JC, LUO D, SHI YJ, et al., 2019. Study on drought resistance of leaf anatomical structure of *Corylus heterophylla*×*Corylus avellana*[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39 (3): 462-471. [李嘉诚，罗达，史彦江，等，2019．平欧杂种榛叶片解剖结构的抗旱性研究[J]．西北植物学报， 39(3)：462-471．]

LIENIN P, KLEYER M, 2012. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties[J]. Basic Appl Ecol, 13 (4): 301-311.

LIU W, ZHAO Y, QI D, et al.,2018. The Tanggula Mountains enhance population divergence in *Carex moorcroftii*: a dominant sedge on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Sci Rep, 8 (1): 2741.

LI X, WU QS, XU SQ, et al.,2023. Leaf morphological structure and drought resistance evaluation of three species of Crassulaceae[J]. J NE Normal Univ(Nat Sci Ed), 55 (3): 114-121. [李雪，吴青松，许少祺，等，2023．景天科 3 种植物的叶片形态结构与抗旱性评价[J]．东北师大学报(自然科学版)，55 (3)：114-121．]

LUO Z, DANG HX, LIANG LX, et al., 2022. Characteristics and plasticity indexes of leaf functional traits during the natural regeneration of *Phoebe bournei*[J]. J Cent S Univ For Technol, 42 (12): 133-141. [罗忠，党浩轩，梁李欣，等，2022．闽楠演替过程中叶功能性状特征及其可塑性[J]．中南林业科技大学学报，42(12)：133-141．]

MA HY, LI XW, YANG JL, et al., 2020. Leaf anatomical structures of *ammopiptanthus mongolicus* and their relationship with ecological factors[J]. Ecol Environ Sci, 29 (5): 910-917. [马红英，李小伟，杨君珑，等，2020．蒙古沙冬青叶片解剖特征与生态因子的关系[J]．生态环境学，29(5)：910-917．]

MA JJ, JI CJ, HAN M, et al., 2012. Comparative analyses of leaf anatomy of dicotyledonous species in Tibetan and Inner Mongolian grasslands[J]. Sci Chin Life Sci, 55 (1): 68-79.

SUN JW, LUO LY, LI SY, et al., 2021. Response of *Phoebe bournei* leaf functional traits and phenotypic plasticity to its mixture with the Chinese fir[J]. Acta Ecol Sin, 41 (7): 2855-2866. [

孙嘉伟，罗丽莹，李淑英，等，2021．闽楠叶片功能性状及表型可塑性对其与杉木混交的响应[J]．生态学报，41(7)：2855-2866．]

SA LQ,ZHANG X,ZHU L, et al., 2023. Leaf anatomical changes of *Stipa breviflora* under long-term different grazing intensities in desert steppe[J] . Acta Ecol Sin, 43 (14): 6005-6014. [萨其拉，张霞，朱琳，等，2023．长期不同放牧强度下荒漠草原建群种短花针茅(*Stipa breviflora*)叶片解剖结构变化[J]．生态学报，43(14)：6005-6014．]

SHEN W, CEN XT, NIU JL, et al., 2021. Evaluation of leaf anatomical structure and drought resistance of mango[J]. S Chin Fruits, 50 (1): 62-65. [沈伟，岑湘涛，牛俊乐，等，2021．杧果叶片解剖结构与抗旱性评价[J]．中国南方果树，50(01)：62-65．]

SUN XH, YANG CJ, ZHANG DC, 2019. Comparison of leaf anatomical structure of 3 species of *Kobresia* in the Dongda Mountains, Tibet[J]. J SW For Univ (Nat Sci), 39 (5): 58-65. [孙晓红，杨春娇，张大才，2019．西藏东达山 3 种嵩草属植物叶片解剖结构的比较[J]．西南林业大学学报(自然科学)，39(5)：58-65．]

VALLADARES F, WRIGHT SJ, LASSO E, et al., 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest[J]. Ecology, 81 (7): 1925-1936.

VALLADARES F, SANCHEZ-GOMEZ D, ZAVALA MA, 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications[J]. J Ecol, 94 (6): 1103-1116.

WEN GS, ZHANG MR, ZHANG GS, et al., 2006. Ecophysiological strategy of *Sabina vulgaris* under drought stress[J]. Acta Ecol Sin, 26 (12): 4059-4065. [温国胜，张明如，张国盛，等，2006．干旱条件下臭柏的生理生态对策[J]．生态学报，26(12)：4059-4065．]

WANG H, ZHOU SB, SHI GQ, 2007. Structure of vegetative organs of *Eremochloa ophiuroides* and *Zoysia japonica* related with resistance[J] J Cent S Univ For Technol, 27 (6): 701-707. [王晖，周守标，史国芹，2007．假俭草和结缕草营养器官结构对抗逆性的影响[J]．植物研究，27(6)：701-707．]

WANG HB, ZHANG YK, ZHANG DC, 2021. Morphology and biomass allocation of *Carex moorcroftii* along soil moisture gradient[J]. Acta Agr Sin, 29 (3): 522-530. [王洪斌，张煜坤，张大才，2021．青藏苔草形态特征及生物量分配沿水分梯度的变化[J]．草地学报， 29 (3)：522-530．]

WRIGHT IJ, REICH PB, WESTOBY M, et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 428 (6985): 821-827.

WU JH, GUO Y, ZHAO QZ, et al., 2012. Effects of drought stress on anatomical structures and physiological indexes of *Potentilla sericea* leaves[J]. Pratac Sci, 29 (8): 1229-1234. [吴建慧，郭瑶，赵倩竹，等，2012．干旱胁迫对绢毛委陵菜叶片解剖结构和生理指标的影响[J]．草业科学，29(8)：1229-1234．]

WANG X L , MA J, 1999. A study on leaf structure and the diversity of xerophytes ecology

adaptation[J]. Acta Ecol Sin, 19 (6): 787-792. [王勋陵，马骥，1999．从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性[J]．生态学报，19(6)：787-792．]

WANG Y, LIANG ZS, GONG CM, et al., 2014. Effect of drought on leaf anatomical characteristics of four *Artemisia* species in the Loess Plateau[J]. Acta Ecol Sin, 34 (16): 4535-4548. [王勇，梁宗锁，龚春梅，等，2014．干旱胁迫对黄土高原 4 种蒿属植物叶形态解剖学特征的影响[J]．生态学报，34(16)：4535-4548．]

WANG YP, GAO HH, ZHANG F, et al., 2021. Altitudinal phenotypic plasticity of leaf characteristics of *Polygonum viviparum*[J]. Chin J Appl Ecol, 32 (6): 2070-2078. [王玉萍，高会会，张峰，等，2021．珠芽蓼叶片对海拔变化的表型可塑性[J]．应用生态学报，32(6)：2070-2078．]

XUE J, WANG GJ, LI JD, et al., 2010. Ecology compatibility of leaf anatomical structure of *Ambrosia trifida* to different water condition[J]. Ecol Environ, 19 (3): 686-691. [薛静，王国骄，李建东，等，2010．不同水分条件下三裂叶豚草叶解剖结构的生态适应性[J]．生态环境学报，19(3)：686-691．]

XIE WD, ZHU LQ, ZHAO LJ, et al., 2013. Stem and leaf anatomical structures of three seagrass species in Guangxi[J]. Guihaia, 33 (1): 25-29. [谢伟东，朱栗琼，招礼军，等，2013．广西三种主要海草的茎叶解剖结构研究[J]．广西植物，33(1)：25-29．]

YANG C, LIANG ZS, 2008. Foliar anatomical structures and ecological adaptabilities of dominant *Artemisia* species of early sere of succession on arable old land after being abandoned in Loess Hilly Region[J]. Acta Ecol Sin, 28 (10): 4732-4738. [杨超，梁宗锁，2008．陕北撂荒地上优势蒿类叶片解剖结构及其生态适应性[J]．生态学报，28(10)：4732-4738.]

YAN CX, LIU JL, MIAO TT, et al., 2023. Response of plants to water stress[J]. Mol Plant Breed, 21 (17): 5824-5833. [闫彩霞，刘俊龙，苗婷婷，等，2023．基于叶片解剖结构的 12 个香椿无性系抗旱性评价[J]．分子植物育种，21(17)：5824-5833．]

YU J, 2014. Research on anatomical structure and ecological adaptability of dominshengtant plants in Poyang lake wetland[D]. Nanchang: Nanchang University: 24-25. [余静，2014．鄱阳湖湿地优势植物的解剖结构及其生态适应性研究[D]．南昌：南昌大学：24-25．]

ZHU GL, WEI XZ, 2016. Leaf morphological plasticity of *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* in response to natural drought gradient ecotopes[J]. Acta Ecol Sin, 36 (19): 6178-6187. [朱广龙，魏学智，2016．酸枣叶片结构可塑性对自然梯度干旱生境的适应特征[J]．生态学报，36(19)：6178-6187．]

ZHAO GS, LIU M, SHI PL, et al., 2020. Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies along a precipitation gradient on Changtang Plateau[J]. Acta Ecol Sin, 40 (1): 295-309. [赵广帅，刘珉，石培礼，等，2020．羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策[J]．生态学报，40(1)：295-309．]

ZHANG JY, 2008. Comparative study of rice anatomical structure and leaves gas exchange characteristics in water cultivation and in dry cultivation[D]. Changchun: Jilin Agricultural University: 33-35. [张佳宇，2008．水作和旱作水稻形态解剖结构及叶片气体交换特性的比较研究[D]．长春：吉林农业大学：33-35．]

ZAHNG Q, 2023. The drought adaptation strategy of invasive plant *Cenchrus pauctiflorus*[D]. Tongliao: Inner Mongolia Minzu University: 38-39. [张琦，2023．入侵植物少花蒺藜草的干旱适应策略研究[D]．通辽：内蒙古民族大学：38-39．]

ZHAN Q, ZHOU JY,ZHANG WE, et al., 2019. Leaf structure characteristics of *Canna edulis* and Its relationship with drought resistance[J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 39 (11): 1970-1978. [赵铅，周竣宇，张文娥，等，2019．芭蕉芋叶片结构特征及其与抗旱性的关系[J]．西北植物学报，39(11):1970-1978．]

ZHANG R, LIU HM, KOU X, et al., 2022. Functional traits of dominant plants and their adaptations in lakeshore wetlands of the Inner Mongolia Plateau[J]. Acta Ecol Sin, 42 (19): 7773-7784. [张睿，刘华民，寇欣，等，2022．内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性[J]．生态学报，42(19)：7773-7784．]

ZHAO SW, WANG DX, YUE WY, et al., 2019. Morphological variation of leaf bulliform cells in winter wheat grown under film-mulching and bunch seeding mode[J]. J Gansu Agric Univ, 54 (6): 69-75. [赵尚文，王德贤，岳维云，等，2019．全膜覆土栽培模式下冬小麦功能叶片泡状细胞形态变化规律[J]．甘肃农业大学学报，54(6)：69-75．]

ZHANG WX, WANG CG, YIN XF, et al., 2018. The response of *Cleistogenes songorica* leaf anatomical structure to desert grassland deterioration gradient [J]. Ecol Environ, 27 (10): 1809-1817. [张文霞，王春光，殷晓飞，等，2018．无芒隐子草叶片解剖结构对荒漠草原不同退化梯度的响应[J]．生态环境学报，27(10)：1809-1817．]

ZHANG XQ, 2006. Studies on the morphological anatomy and the seasonal changes of the leaves of four species of *Kobresia* in alpine grassland[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University: 29-30. [张晓庆，2006．高寒草地四种嵩草属（*Kobresia*）植物叶片的形态解剖及其季节变化研究[D]．兰州：甘肃农业大学：29-30．]

ZHANG YZ, ZHOU FP,ZHANG XJ, et al., 2017. Comparison of SPAD value of different parts in ten sorghum cultivars leaves[J]. J Shanxi Agric Sci, 45 (5): 703-706. [张一中，周福平，张晓娟，等，2017．10 个高粱品系叶片不同部位 SPAD 值的比较分析[J]．山西农业科学，45(5)：703-706．]

ZANG Y, MA H, CALDERÓN-URREA A, et al., 2016. Anatomical changes to protect organelle integrity account for tolerance to alkali and salt stresses in *Melilotus officinalis*[J]. Plant Soil, 406 (1): 327-340.